

L'équilibre forêt-gibier, entre interactions complexes et défis de gestion

Zoé Vanneste, Alain Licoppe, Romain Candaele, Hugues Claessens, Gauthier Ligot



1. Introduction

La régénération naturelle occupe une place centrale dans la gestion durable des forêts. Elle désigne l'installation spontanée de semis qui, aux côtés de la régénération artificielle, assure le renouvellement des peuplements, compense la mortalité et les prélèvements, et garantit la pérennité des écosystèmes forestiers. Elle constitue par ce biais un pilier de la résilience des forêts (Ibáñez et al., 2019).

En outre, la régénération naturelle des forêts suscite aujourd'hui un intérêt croissant, en particulier face aux effets du changement climatique. D'une part, la

diversification des forêts est un des principaux leviers d'adaptation des forêts à l'augmentation de la fréquence et de la sévérité des stress biotiques et abiotiques, qui s'opère notamment lors du renouvellement des peuplements (Jactel et Marini, 2021). D'autre part, l'utilisation de la régénération naturelle serait, dans certaines situations, une solution plus économique et moins risquée que le recours à la plantation (régénération artificielle).

La régénération naturelle peut en effet présenter plusieurs avantages sylvicoles par rapport aux plantations : des coûts de plantation et de préparation de terrain évités, une diversité génétique accrue et une meilleure adaptation des individus aux conditions locales (Malík et al., 2014). Les plantations sont en outre régulièrement réalisées en plein découvert à la suite de coupes rases, ce qui prive les jeunes arbres de la protection de l'ambiance forestière, stimule un développement vigoureux de la végétation concurrente et entraîne la disparition des semenciers de la parcelle. Face à ces difficultés et aux incertitudes liées aux évolutions climatiques, les plantations peuvent donc s'accompagner aujourd'hui d'un risque financier et écologique non négligeable qui pourrait être réduit en utilisant davantage la régénération naturelle. En outre, la valorisation de semis présents permet, dans certains cas, de gagner quelques années par rapport à une plantation et d'éviter le risque de l'exposition des semis en plein découvert. La régénération naturelle présenterait toutefois certaines limites, pouvant justifier le recours à la plantation. Sa composition spécifique est limitée aux espèces présentes dans le paysage et son contrôle est plus complexe. La croissance des semis peut aussi, dans certaines conditions (ex. développement d'une végétation dite « bloquante »), être plus lente que celle des plants issus de plantations, prolongeant jusqu'à deux à trois fois la durée nécessaire pour atteindre une densité suffisante de semis établis (Holgén et Hånell, 2000).

Les ongulés jouent un rôle particulier dans la régénération forestière, de par leurs interactions avec les milieux forestiers et l'évolution de leurs populations. L'augmentation des populations d'ongulés en Europe depuis les années 1980, représente un enjeu majeur pour la gestion durable des forêts. Cette tendance a été favorisée par la disparition des prédateurs naturels, l'augmentation des surfaces forestières et les hivers moins rigoureux et la fréquence plus élevée des fructifications forestières. Aujourd'hui, ils exercent diverses pressions sur la régénération naturelle, réduisant le potentiel des peuplements à se renouveler et à se diversifier. En Wallonie, ces pressions proviennent principalement des ongulés indigènes- cerf élaphe (*Cervus elaphus*), chevreuil (*Capreolus capreolus*) et sanglier (*Sus scrofa*). En consommant des graines et en abrutissant des jeunes pousses, ainsi que par les frottis ou encore le déracinement des semis, les ongulés réduisent le

nombre de semis, la vitesse de croissance et la survie des semis. La compensation de ces effets peut être partiellement réalisée par des opérations sylvicoles, mais ces mesures augmentent les coûts de gestion sylvicole, limitant leur mise en œuvre (Barrere et al., 2024 ; Ligot et al., 2023). Ces pressions ont des conséquences en cascade sur la composition et la structure des peuplements, la biodiversité, la durabilité de la production de bois. Elles peuvent causer la raréfaction de certaines espèces d'arbre et dans certains contextes comme en Ardenne, réduire la diversité et la résilience des forêts face au changement climatique (Boulanger et al., 2024 ; Candaele et al., 2023 ; Valkonen et al., 2011).

Il est cependant important de replacer ces enjeux dans une perspective écologique plus large. La diversité spécifique recherchée aujourd'hui ne correspond pas nécessairement à un état « naturel » spontané. Certaines espèces héliophiles dépendaient historiquement de la présence de milieux ouverts, autrefois maintenus par les grands herbivores, puis, après leur disparition dans de nombreuses régions, par les activités humaines (Vera, 2002). Ainsi, même si une forte pression des ongulés complique la régénération de peuplements diversifiés, leur réduction seule ne suffit pas à restaurer ces dynamiques : la gestion de la concurrence et la création d'espaces ouverts restent indispensables. Les difficultés de régénération et les enjeux de diversité résultent donc d'une combinaison de facteurs écologiques et anthropiques, parmi lesquels la pression exercée par les ongulés constitue seulement un élément.

Cette problématique s'est exacerbée avec la nette augmentation des populations d'ongulés au cours des dernières décennies en Europe. En Wallonie, les effectifs de chevreuils et de cerfs ont presque doublé en 30 ans, tandis que ceux des sangliers ont plus que triplé (SPW, 2018). Forest Europe et al., (2011) classent ainsi les cervidés au troisième rang des principales menaces pour la régénération forestière, après les insectes et les agents pathogènes. Ramirez et al. (2018) estime des seuils critiques d'abondance au-delà duquel l'observation d'effets négatifs devient plus probable que celle d'effets positifs sur la forêt dépend du poids métabolique de tous les individus présents sur un habitat. Pour les forêts tempérées, ces seuils correspondent à des densités d'environ 10,2 chevreuils/km², 2,3 cerfs/km² ou 4,3 sangliers/km² si ces espèces étaient présentes seules sur un habitat. Ces seuils doivent cependant être interprétés avec prudence, car ils varient fortement selon les contextes écologiques et sont établis à partir d'études dont la précision des estimations des densités de population d'ongulés est limitée. En Wallonie, les densités de populations de cerfs atteignaient entre 0 et 16,5 individus/km² en 2017 selon les territoires de chasse (Candaele et al., 2023). Pour le chevreuil et le sanglier, seuls les prélèvements cynégétiques sont disponibles, variant respectivement entre 0,8 et 6,3

chevreuils/km², et 1,4 et 21,6 sangliers/km² selon les conseils cynégétiques. Ainsi, l'ensemble de ces valeurs suggère que localement les seuils critiques pourraient être très largement dépassés.

Ces hausses d'effectifs découlent largement du rôle crucial de la chasse de loisir et de son cadre socio-économique. La chasse de loisir constitue la principale cause de mortalité des ongulés en Europe occidentale et donc le principal facteur limitant leur abondance. Le caractère de loisir de cette activité présente un avantage indéniable pour les propriétaires fonciers. Elle génère un revenu substantiel plutôt que de générer un coût pour le service de régulation qui en est attendu. Cependant, en l'absence d'incitants extérieurs, les chasseurs tendent à préserver des populations abondantes car l'attractivité de leur territoire de chasse en dépend largement. La contrepartie d'un recours à la chasse de loisir pour réguler le gibier est la nécessité d'objectiver l'équilibre forêt-gibier, afin que l'ensemble des parties prenantes en accepte les contraintes. La difficulté de ces objectivations et les attentes divergentes des gestionnaires forestiers, des chasseurs et des décideurs génèrent des tensions entre ces différents acteurs (Bernard, 2004). Une telle objectivation est donc devenue un enjeu majeur.

L'équilibre forêt-gibier, ou équilibre sylvocynégétique, désigne une compatibilité des pratiques sylvicoles et des pressions de la faune (plus spécifiquement des ongulés sauvages) avec une gestion durable des forêts. Un renouvellement des peuplements forestiers garantissant la pérennité des écosystèmes forestiers et de l'ensemble des fonctions écologiques et économiques qui y sont associées (ce qui implique un recours limité aux protections) en est une condition incontournable (PEFC, 2024). Un tel équilibre ne dépend toutefois pas uniquement de l'abondance des ongulés. Il est également largement influencé par les activités humaines (Barthod, 1996). La chasse, la circulation, les infrastructures anthropiques, ainsi que la fragmentation du paysage, en modifient considérablement l'utilisation de l'habitat par les cervidés, notamment du cerf élaphe, et peuvent exacerber ou atténuer certains dégâts sylvicoles (Allen et al., 2014 ; Chassagneux et al., 2019 ; Mumme et al., 2023). La sylviculture et les perturbations naturelles telles que les tempêtes, les incendies ou les pullulations d'insectes influencent quant à elles la disponibilité et la répartition des ressources alimentaires au sein des domaines vitaux des ongulés, modulant ainsi la répartition des pressions d'herbivorie et la sensibilité de la régénération naturelle.

Un ensemble de paramètres écologiques, stationnels et biologiques interagissent de manière complexe avec les facteurs préalablement cités pour déterminer le succès de la régénération. Il s'agit notamment de la disponibilité de la lumière, la fertilité du sol, des conditions climatiques, de la compétition inter- et intraspécifique (Barthod, 1996 ; Fuchs

et al., 2021 ; Jactel et Marini, 2021 ; Ponge et al., 1994). Le présent article propose de synthétiser la littérature scientifique afin de mieux comprendre la diversité de ces facteurs et la complexité de leurs interactions. Il donne un aperçu du double défi d'établir la part de responsabilité des ongulés dans l'écart aux objectifs de régénération et de définir des cibles de gestion sylvicole et cynégétique, à défaut d'y apporter une réponse définitive. Prendre la mesure de la diversité et la complexité des interactions des processus impliqués semble indispensable pour établir un diagnostic robuste de l'équilibre forêt-gibier.

2. Définition et processus de régénération naturelle

La régénération naturelle des forêts désigne l'ensemble des processus conduisant à l'émergence de jeunes arbres sans apport artificiel de graines ou de plants. Elle repose sur un enchaînement d'étapes interdépendantes – production, dispersion et stockage des graines, germination, installation et croissance des semis – dont le succès dépend de multiples facteurs écologiques et anthropiques. L'ensemble de ces facteurs est modulé par l'hétérogénéité spatiale de l'environnement à différentes échelles (Barthod, 1996 ; Genikova et al., 2021 ; Gómez et Hódar, 2008 ; Guignabert et al., 2020 ; Malík et al., 2014 ; Price et al., 2001). Des interventions sylvicoles telles que des nettoisements, des dégagements ou la pose de protections contre l'abroustissement peuvent être nécessaires selon la situation de départ, l'objectif recherché et les conditions environnementales.

2.1 Origine des semis

L'origine des semis est diverse. Certains peuvent déjà être présents avant un événement de perturbation, typiquement des semis d'espèces tolérantes à l'ombre (ex. le hêtre) qui peuvent se maintenir en fonction des conditions locales et des pratiques de gestion (Boulangier, 2010). D'autres proviennent de graines germant après la perturbation, issues soit de la banque de graines du sol — un réservoir de semences viables en attente de conditions favorables — soit de la dispersion à partir d'arbres matures producteurs de graines, appelés semenciers (Picard, 2014). La dispersion est autochore ou allochore, respectivement sans et avec implication d'un vecteur externe. Les dispersions autochores, limitées à des courtes distances, comprennent la ballochorie (éjection explosive) et la barochorie (dispersion gravitaire) (Picard, 2014). En revanche, l'allochorie permet une dispersion sur de plus grandes distances, favorisant la colonisation de nouveaux habitats (Lososová et al., 2023 ; Vittoz et Engler, 2007). Elle peut être assurée par le vent (anémochorie), les animaux (zoochorie) ou l'eau (hydrochorie). La zoochorie regroupe l'endozoochorie (ingestion puis excrétion ou régurgitation),

l'exozoochorie (transport externe, accrochées aux poils, par exemple) et la dyszoochorie (stockage pour consommation ultérieure).

Après la germination, l'abondance des semis peut être élevée lorsque les conditions sont favorables (Figure 1). Leur densité diminue ensuite fortement au cours des premières années sous l'effet de la compétition intra- et interspécifique, qui élimine les individus et les espèces les moins compétitives, avant de se stabiliser (Dumas, 2022 ; Unkule, 2022). Des conditions défavorables peuvent également réduire l'abondance de semis, cette fois par une disparition complète des cohortes, typiquement sous l'effet d'un manque de lumière ou de la concurrence avec d'autres espèces végétales. Il est fréquent que de telles conditions défavorables à l'installation et au développement des semis soient observées pendant plusieurs décennies avant qu'un enchaînement favorable permette l'installation d'une nouvelle génération en quelques années seulement.



Figure 1 : Lors des premiers stades de régénération naturelle, la densité de semis peut être extrêmement élevée. Dans une douglasaie de 60 ans suivie scientifiquement à Séviscourt, on a recensé en moyenne 120 semis par mètre carré, soit environ 1,2 million de semis par hectare.

2.2 Lumière et microclimat

La lumière est un facteur déterminant pour le développement des semis, et dont l'effet varie selon les exigences écologiques, notamment leur tolérance à l'ombrage, ainsi

qu'en fonction du stade de développement de ceux-ci. Les espèces peu tolérantes à l'ombre (comme le bouleau par exemple) s'installent plus facilement si l'éclairement est abondant et dans ces milieux elles grandissent généralement plus vigoureusement que les espèces plus tolérantes à l'ombre (ex. le hêtre). En revanche, les espèces plus tolérantes à l'ombre sont capables de se développer même si l'éclairement est modéré, y compris dans des milieux où les espèces moins tolérantes à l'ombre ne sont pas capables de croître. En outre, les besoins en lumière des semis augmentent généralement au fur et à mesure de leur croissance. Plus les semis sont grands, plus ils ont besoin de lumière. Il n'est donc pas rare que leur survie demande au cours du temps un apport additionnel d'éclairement (par exemple au moyen d'une éclaircie ou de dégagements).

Outre la réduction de l'éclairement, le maintien d'un couvert relativement continu, par exemple en évitant les coupes rases, permet de maintenir une ambiance forestière qui tamponne les écarts de température et d'humidité et limite le stress hydrique. Ces différents paramètres affectent le développement des semis, de manière différente en fonction de l'écologie des différentes espèces. La perte de l'ambiance forestière est notamment nuisible pour le développement et la survie des semis des espèces les moins pionnières (Fuchs et al., 2021 ; Malík et al., 2014).

L'éclairement n'impacte pas seulement la croissance et la survie des semis. Il influence également la morphologie racinaire et le taux de mycorhization, améliorant l'absorption d'eau et la résistance à la sécheresse et aux pathogènes (Ponge et al., 1994).

Il exerce également un rôle majeur en modulant la compétition, notamment avec les autres espèces ligneuses, les espèces herbacées, les arbustes, les mousses ou les fougères. Cette compétition limite l'établissement des semis en réduisant leur accès aux ressources comme la lumière, mais aussi à l'eau et aux nutriments (Fuchs et al., 2021). Chez l'épicéa commun, cette pression compétitive entraîne une forte mortalité durant les quatre à cinq premières années (Malík et al., 2014). Certaines espèces concurrentes, telles que la myrtille (*Vaccinium myrtillus*) ou la callune (*Calluna vulgaris*), exercent des effets physiques et chimiques limitant l'enracinement des jeunes plants.

L'abondance de l'éclairement détermine ainsi en partie la composition de la régénération et, plus généralement, le développement de la strate herbacée. Dans les coupes rases, les espèces pionnières herbacées ou arbustives se développent généralement de manière vigoureuse et sont davantage susceptibles de concurrencer la régénération ligneuse (Ponge et al., 1994). En Wallonie, les coupes rases sont ainsi fréquemment colonisées par des ronces, fougères et graminées, qui entravent la levée et la croissance des semis, surtout lorsqu'ils subissent en parallèle une pression

d'abrouissement (Pirronitto et al., 2020 ; Roy et al., 2000) (Figure 2). Cette logique est cependant parfois contrariée par l'historique du peuplement. Si l'éclaircie était modérée préalablement à la coupe rase, certaines espèces tolérantes à l'ombre ont pu s'installer avant l'ouverture du couvert. Après l'ouverture du couvert, même si l'éclaircie est devenu favorable aux espèces moins tolérantes à l'ombre, les espèces plus tolérantes à l'ombre et préexistantes ont une longueur d'avance et sont alors capables de limiter le développement des espèces moins tolérantes à l'ombre. Comprendre ces différentes interactions avec l'éclaircie disponible est donc essentiel pour pouvoir favoriser la régénération naturelle rapide et efficace des espèces souhaitées.



Figure 2 : Brocard observé dans une zone ouverte, en bordure d'un peuplement à couvert fermé. Ces ouvertures favorisent la croissance des jeunes plants ligneux, mais aussi celles des espèces herbacées compétitrices. En outre, ces ouvertures constituent des zones très attractives pour les ongulés, qui viennent s'y nourrir pour le plus grand bonheur des photographes (Photo de Pierre Bosman).

2.3 Sol

Certaines perturbations du sol, notamment causées par le fouissage des sangliers par exemple, peuvent favoriser la régénération naturelle, en facilitant l'accès des graines au sol minéral. Dans le même ordre d'idées, des interventions sylvicoles ciblées (gyrobroyage, scarification, buttage), peuvent réduire la concurrence et/ou augmenter localement la disponibilité en nutriments, facilitant ainsi l'installation des semis

(Boulanger, 2010 ; Holgén et Hånell, 2000). Toutefois, ces pratiques présentent aussi des effets négatifs lorsqu'elles sont trop intensives ou réalisées dans de mauvaises conditions. L'utilisation de machines lourdes peut entraîner une compaction du sol, réduisant sa porosité, l'oxygénation des racines et les performances des semis, notamment sur sols limoneux mal ressuyés (Dumas, 2022; Fichet et al., 2011). Le travail mécanique du sol peut également altérer sa structure et sa fertilité, ou encore favoriser l'installation d'espèces concurrentes. Enfin, le tassement et l'aplanissement liés au passage répété des engins modifient la microtopographie, réduisant les microsites favorables à la germination. La réponse varie en outre selon les espèces : certaines, comme le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), s'installent plus facilement sur des sols fortement minéralisés, tandis que d'autres, comme le hêtre (*Fagus sylvatica*) ou l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), requièrent un sol plus structuré, riche en matière organique, pour assurer leur croissance (Fichet et al., 2011).

La forme de l'humus joue également un rôle déterminant sur le développement des semis. Les sols de type mull, riches en matière organique bien décomposée, où les semis trouvent rapidement le substrat minéral, offrent généralement des conditions optimales de croissance, tandis que les sols de type moder ou dysmoder, plus acides et dans lesquels la litière s'accumule en couches plus épaisses se desséchant en été, en limitent leur installation (Ponge et al., 1994). Le bois mort offre un substrat majoritairement favorable à la germination en créant des microhabitats humides et tempérés (Bernier et Trosset, 2024 ; Dufrêne et al., 2025). Il peut aussi agir comme une barrière physique naturelle contre les dégâts des ongulés (Hagge et al., 2019 ; Milne-Rostkowska et al., 2020). Enfin, les facteurs édaphiques tels que le pH, la qualité de la matière organique et l'humidité influencent fortement le développement racinaire, la mycorhization et la survie des semis. L'humidité, en particulier, conditionne la germination et l'installation des semis, surtout pour les espèces les plus sensibles aux épisodes de sécheresse (Fuchs et al., 2021).

2.4 Les ongulés

Les ongulés influencent profondément le fonctionnement des écosystèmes forestiers (Ramirez et al., 2018). Par leurs comportements tels que l'abroustissement (consommation de jeunes pousses, bourgeons et feuilles), le piétinement, l'écorçage, les frottis, le fouissage et la zoochorie, ils influencent la structure des peuplements, la dynamique des communautés végétales et les interactions biotiques et abiotiques de leurs habitats (Baltzinger, 2016 ; Boulanger et al., 2011 ; Fichet et al., 2011). L'ampleur et la nature des impacts varient selon les espèces : les cervidés agissent principalement sur les parties aériennes des végétaux (abroustissement), tandis que les sangliers exploitent également le système racinaire, par des activités de fouissage pour rechercher des

racines, tubercules et autres organes souterrains comestibles. Ces effets varient également selon les espèces végétales, leur stade de développement et les conditions environnementales locales.

L'impact des ongulés sur la régénération dépendra particulièrement des conditions de croissance et de l'état de la végétation en général. Bien que les milieux ouverts offrent des ressources alimentaires abondantes, leur fréquentation par les ongulés résulte d'un compromis entre attractivité alimentaire et perception du risque. En effet, leur fréquentation diminue avec la taille de ces zones, car une zone plus vaste implique une vigilance accrue face aux prédateurs (Boulanger, 2010 ; Champagne et al., 2021 ; Oeser et al., 2025 ; Reimoser & Putman, 2011). Cette hausse de la pression d'herbivorie peut compenser, partiellement ou totalement, l'effet positif d'une ressource lumineuse plus favorable à la croissance du semis (Boulanger, 2010 ; Churski et al., 2017 ; Hurstel & Braconnier, 2013). L'abroustissement peut favoriser la diversification structurelle, voire influencer positivement le cycle des nutriments. Cependant, au-delà d'un certain seuil de densité des ongulés, une majorité d'études mettent en évidence des effets négatifs de ces espèces, en particulier pour la régénération naturelle (Hurstel et Braconnier, 2013 ; Massonneau, 2010 ; Ponge et al., 1994).

Dans ce contexte, la croissance des populations d'ongulés en Europe constitue un défi majeur pour la gestion durable des forêts. Une synthèse semi-quantitative conduite par Ramirez et al. (2018) sur 433 études en forêts tempérées indique que les effets négatifs des ongulés sur les écosystèmes forestiers sont prédominants. Des effets négatifs ont en effet été rapportés dans 70 % des cas alors que les effets positifs n'ont été reportés que dans 11 % des cas. Pour 19 % des cas, il n'y avait pas d'effets significatifs. Au sein de ces écosystèmes, la régénération naturelle apparaît comme particulièrement sensible à la pression des ongulés, tant en termes d'abondance que de composition spécifique. Au-delà de certains seuils, cette pression peut compromettre le développement des semis et altérer la dynamique de régénération, affectant principalement la productivité, la composition spécifique et la qualité du bois. Les semis soumis à une forte pression d'abroustissement parviennent souvent à survivre, mais demeurent isolés, de petite taille et fortement branchus, ce qui peut retarder leur croissance de plusieurs décennies. Ces effets se manifestent majoritairement de manière temporaire et localisée, notamment dans des trouées ou des ouvertures créées par l'homme, et traduisent un déséquilibre ponctuel et local dans la relation forêt-gibier (Fichet et al., 2016 ; Hurstel et Braconnier, 2013).

Les effets des ongulés interagissent avec d'autres facteurs de stress pour la forêt, notamment les ravageurs, les microclimats et le changement climatique, compromettant

la résilience globale des peuplements (Jactel et Marini, 2021). Par exemple, le stress hydrique accroît la sensibilité des jeunes plants à l'abrouissement, tandis que la pression exercée par les ongulés peut freiner la migration des espèces (Bernard, 2018). Face à ces pressions combinées, les forêts mélangées apparaissent comme les plus résilientes, certaines espèces pouvant compenser la régression des plus sensibles (Barrere et al., 2024). Par ailleurs, la surdensité d'ongulés provoque des effets secondaires sur la faune, affectant insectes, oiseaux et mammifères (Hurstel et Braconnier, 2013 ; Licoppe, 2008).

Les résultats de Candaele et al. (2023), issus d'un vaste réseau d'enclos-exclos en Wallonie, mettent en évidence l'influence marquée des ongulés sur la régénération forestière. Leur présence tend à ralentir la croissance des semis, un effet observé pour la majorité des espèces, à l'exception de l'épicéa commun (*Picea abies*). En matière de densité, la pression d'abrouissement peut entraîner une réduction allant jusqu'à un facteur deux, notamment pour le sorbier des oiseleurs et le bouleau verruqueux. Certaines espèces, comme le charme, semblent toutefois plus tolérantes, maintenant des densités relativement élevées même en présence d'ongulés, tandis que l'épicéa commun présente peu de variations. Enfin, la présence des ongulés influence également la dynamique de la végétation compétitive, notamment celle de la ronce (*Rubus fruticosus*), dont la couverture tend à augmenter lorsque la pression d'abrouissement diminue. Cette espèce joue un rôle ambivalent : protectrice, en limitant l'accès des ongulés aux semis, mais aussi compétitrice pour les ressources. L'abrouissement, en restreignant son expansion, peut ainsi réduire sa compétition et favoriser indirectement le développement de certaines espèces ligneuses.

2.4.1 Abrouissement

L'abrouissement désigne la consommation de semences, semis, bourgeons, feuilles ou aiguilles, pousses ou rameaux, affectant surtout les premiers stades de développement des ligneux (Daburon, 1963 ; Stroh et al., 2008 ; Van Lerberghe, 2014). Il constitue le principal impact des ongulés sur la végétation, majoritairement sur les plants de moins de 150 cm, accessibles aux ongulés (Unkule, 2022). Toutefois, la probabilité d'abrouissement ne diminue pas de façon linéaire avec la taille : elle atteint un maximum pour les semis de hauteur intermédiaire (environ 40 à 100 cm), plus visibles et plus accessibles aux ongulés (Kupferschmid et al., 2020a). Ces effets peuvent ralentir les dynamiques de régénération, augmenter les coûts de gestion et réduire la qualité du bois, entraînant une baisse de sa valeur économique (Bernard, 2018 ; Boulanger, 2010 ; Côté et al., 2004 ; Fuchs et al., 2021 ; Hurstel et Braconnier, 2013). En effet, l'abrouissement de la pousse terminale compromet la dominance apicale, induit des déformations telles que des fourches et ralentit la croissance en hauteur. L'abrouissement latéral réduit la

masse foliaire, ralentit la croissance et maintient les plants à hauteur des ongulés, augmentant leur vulnérabilité (Licoppe, 2008 ; Van Lerberghe, 2014). Dans les cas les plus graves, il peut entraîner la mortalité des semis, créant des peuplements moins denses (Côté et al., 2004). Toutefois, l'abroustissement n'a pas systématiquement un effet négatif. Lorsqu'il reste modéré, il peut stimuler la croissance des semis, comme cela est parfois observé chez l'épicéa commun (Reimoser et Putman, 2011).

L'effet de l'abroustissement sur la régénération d'une espèce est tributaire des conditions de croissance et de la compétition avec les autres espèces présentes et sa détermination nécessite la prise en compte de diverses variables (Angst & Kupferschmid, 2023). Certaines espèces, notamment des espèces hautement appétentes comme le charme, adoptent un port qui leur confère une résistance à des pressions d'abroustissement extrêmes, mais cette faculté décroît si l'éclaircissement des semis est insuffisant (Churski et al., 2022 ; Kupferschmid et al., 2020b). Malgré de fortes pressions d'abroustissement, les semis de certaines espèces peuvent survivre durant des décennies avec une croissance drastiquement réduite. Le semis de chêne peut mettre 40 ans pour dépasser 2 m de hauteur dans des prairies en transition vers un milieu boisé (Bobiec et al., 2011). Cette survie dépend cependant de l'absence de compétition avec des semis d'espèces plus résistantes ou moins appétentes. En trouées forestières, l'abroustissement et la compétition avec des espèces comme le hêtre empêchent bien souvent aux semis de chêne de s'installer.

Chez les cervidés, l'abroustissement se produit toute l'année, avec des pics saisonniers selon les espèces végétales. En hiver, durant le repos végétatif, les bourgeons et les jeunes pousses des résineux sont particulièrement vulnérables. En été, ce sont les feuilles et tissus non lignifiés des feuillus, avec un pic au débourrement printanier (Daburon, 1963 ; Stroh et al., 2008 ; Van Lerberghe, 2014). Les semis affectés mobilisent davantage de ressources pour la croissance, au détriment de leur résistance, les rendant plus sensibles aux autres stress environnementaux (Barrere et al., 2024).

Les ongulés ciblent préférentiellement les espèces les plus appétentes, digestes et nutritives, perturbant et homogénéisant la composition des peuplements forestiers sur le long terme (Barrere et al., 2024 ; Bernard, 2018 ; Boulanger et al., 2024 ; Fuchs et al., 2021 ; Holgén et Hånell, 2000 ; Hurstel et Braconnier, 2013). Cependant, cette sélection varie selon la disponibilité des espèces dans le milieu (Gebert et Verheyden-Tixier, 2001 ; Lehaire et al., 2013). Les espèces telles que le saule (*Salix* spp.), le sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*), l'if (*Taxus baccata*), le chêne (*Quercus* spp.), le frêne (*Fraxinus excelsior*), le merisier (*Prunus avium*), l'orme (*Ulmus* spp.) ou encore le robinier (*Robinia pseudoacacia*) figurent parmi les espèces les plus consommées au stade de semis. À

l'inverse, des espèces comme le pin sylvestre, l'épicéa commun, le hêtre, le noyer, ou le bouleau pubescent (*Betula pubescens*) sont moins appréciées des ongulés. D'autres, telles que l'aulne (*Alnus* spp.) et le tilleul (*Tilia* spp.), sont rarement abruties, et leur consommation est généralement considérée comme un indice de surdensité des ongulés (Gebert et Verheyden-Tixier, 2001 ; Gill, 1992; Hothorn et Müller, 2010 ; Lehaire et al., 2014). Cette sélectivité alimentaire va à l'encontre des recommandations sylvicoles d'adaptation au climat futur. En effet, 63 % des études recensées par Champagne et al. (2021) montrent que les changements de composition en espèces envisagés pour répondre au changement climatique sont fortement limités dans leur mise en œuvre par la pression des ongulés. C'est le cas du chêne, promu pour sa résilience face au changement climatique mais ciblé par les ongulés, compromettant davantage son installation déjà difficile.

Une pression modérée des ongulés peut favoriser l'abondance et la diversité de la strate herbacée (Boulanger, 2010). En ciblant préférentiellement les jeunes ligneux, les ongulés limitent la couverture arbustive et arborée, augmentant la luminosité au sol profitant particulièrement aux espèces herbacées (Candaele et al., 2023 ; Licoppe, 2008).

2.4.2 Piétinement

La régénération naturelle peut être stimulée par certaines perturbations du sol, notamment induites par les ongulés. C'est le cas du piétinement et du grattage qui créent localement des conditions favorables à la germination et à l'installation des plantules (Holgén et Hånell, 2000). En complément de l'abrutissement, ces comportements modifient la structure et la composition des peuplements forestiers (Barthod, 1996 ; Bernard, 2018 ; Jactel et Marini, 2021). Le piétinement répété compacte le sol, réduisant son aération et l'infiltration de l'eau, ce qui défavorise la germination de nombreuses espèces. En revanche, il crée des zones de sol nu, perturbe la végétation herbacée, mélange les horizons superficiels et réactive la banque de graines, favorisant ainsi l'émergence d'espèces pionnières (Hurstel et Braconnier, 2013 ; Lonsdale, 1999 ; Pellerin et al., 2006). Par ailleurs, les déjections des ongulés enrichissent localement le sol en nutriments, notamment en azote, modifiant la composition floristique (Boulanger, 2010 ; Mysterud, 2006).

2.4.3 Écorçage et frottis

Les ongulés peuvent également impacter les arbres à des stades avancés, via l'écorçage et les frottis. L'écorçage, principalement causé par le cerf élaphe en Wallonie, consiste à retirer l'écorce des troncs à l'aide de ses dents (Daburon, 1963 ; Verheyden et al., 2006 ; Widar, 2011). Ce comportement fragilise les arbres en créant des portes

d'entrée pour les agents pathogènes et en altérant la qualité technologique du bois. Ses conséquences sont le plus souvent économiques, liées à la dépréciation du bois d'œuvre, bien que certaines études suggèrent une vulnérabilité à la sécheresse, aux infections fongiques ou aux insectes, tels que les scolytes, notamment chez l'épicéa commun (Boulanger, 2010 ; Cukor et al., 2019 ; Hurstel & Braconnier, 2013). Les frottis, quant à eux, sont causés par les cerfs et les brocards, qui frottent leurs bois contre les troncs pour éliminer le velours ou marquer leur territoire. Ces blessures sur l'écorce peuvent compromettre la survie des arbres (Ramos et al., 2006). Plus rarement, des frottements sont également observés chez les sangliers, qui utilisent des arbres de fort diamètre comme « arbres frottoirs » pour se débarrasser de la boue séchée ou des parasites après les bains de boue (Baltzinger, 2016). Ce comportement demeure toutefois ponctuel et localisé, avec un impact limité sur la régénération.

2.4.4 Zoochorie

Les ongulés contribuent à la dispersion des graines via l'endozoochorie et l'exozoochorie. Le cerf élaphe, le chevreuil et le sanglier sont impliqués dans ces processus, bien que leurs rôles diffèrent (Heinken et al., 2002 ; Schmidt et al., 2004 ; Von Oheimb et al., 2005). Le cerf et le sanglier peuvent transporter des graines sur de longues distances, contrairement au chevreuil, dont la dispersion est plus locale (Picard, 2014). Parmi les espèces ligneuses dispersées par exozoochorie, le bouleau (*Betula* spp.) est fréquemment dispersé par le chevreuil et le sanglier. Les arbustes sont davantage transportés par le cerf et le chevreuil, tandis que le sanglier est plus impliqué dans la dispersion des herbacées. L'exozoochorie concerne les graines à crochets ou allongées, accrochées au pelage, ainsi que les graines légères transportées par les sabots (Baltzinger, 2016). L'endozoochorie, plus marginale chez les cervidés (~10 % de leur régime), concerne surtout les fruits charnus comme ceux du sorbier des oiseleurs. Le sanglier, au régime plus varié, disperse une plus grande diversité de graines (Heinken et al., 2002 ; Picard, 2014). Ces mécanismes peuvent favoriser la colonisation de nouveaux habitats et renforcer la résilience des écosystèmes. Toutefois, lorsque les graines sont détruites lors de la consommation, comme pour les faines et les glands, la dispersion est limitée. En influençant ainsi la survie des graines, les ongulés exercent une pression sélective sur la composition des peuplements forestiers, bien que ces effets restent difficiles à quantifier (Licoppe, 2008 ; Vellend et al., 2006).

2.4.5 Sanglier

Le sanglier est un mammifère de l'ordre des ongulés et de la famille des suidés, classé parmi les grands gibiers. L'augmentation de ses populations en Europe, y compris

en Wallonie, résulte principalement d'une régulation insuffisante, bien que la chasse demeure sa principale source de mortalité. Massei et al. (2015) soulignent également que certaines pratiques cynégétiques, telles que le nourrissage, peuvent contribuer à soutenir artificiellement les effectifs en augmentant la survie et le succès reproducteur. Leur abondance accrue accentue l'impact écologique dans les écosystèmes forestiers, où le sanglier joue un rôle structurant par ses activités de fouissage, de piétinement, de retournement du sol et de dispersion des graines. Il peut modifier la structure du sol, augmenter la proportion de surfaces nues, activer la banque de graines, favoriser l'installation d'espèces pionnières et stimuler la croissance des arbres (Boulangier, 2010 ; Gómez et Hódar, 2008). L'intensité de ces effets varie selon la fréquence des perturbations, le type de sol et les espèces forestières concernées. Par exemple, Vallée et al. (2016) ont observé que des fouilles répétées réduisent significativement la régénération des chênes (*Quercus* spp.) et des hêtres, sans affecter celle d'espèces comme le cerisier tardif (*Prunus serotina*), le bouleau, le sorbier des oiseleurs, le houx (*Ilex aquifolium*), le pin sylvestre, le douglas, l'épicéa commun ou le mélèze (*Larix decidua*). Risch et al., 2010 ont montré que les fouilles peuvent provoquer des lésions racinaires entraînant la mortalité des semis, tandis que Wirthner et al. (2011) et Haaverstad et al. (2014) n'ont pas observé d'effet significatif sur les racines ou la croissance des jeunes arbres.

Concernant ses effets sur la biodiversité, les résultats des études sont contrastés. Entre 60 et 70 % des études rapportent un impact négatif du sanglier sur la faune et la flore, 30 % un impact positif, et moins de 10 % n'identifient aucun impact significatif (Vallée et al., 2016). Cette variabilité s'explique en grande partie par l'absence de données précises sur la densité des populations de sangliers, un paramètre pourtant déterminant. En effet, à faible densité, leurs effets peuvent être positifs, tandis qu'à forte densité, la pression exercée devient délétère. Par ailleurs, la majorité des études disponibles sont de courte durée (un à deux ans), ce qui limite la compréhension des effets à moyen et long terme. À court terme, les fouilles réduisent généralement la couverture herbacée, mais une récupération, voire une augmentation de la végétation, peut survenir à plus long terme selon l'intensité et la fréquence des perturbations (Barthod, 1996 ; Fichet et al., 2011 ; Vallée et al., 2016).

2.4.6 Cervidés : cerf et chevreuil

Le cerf et le chevreuil sont des mammifères de l'ordre des ongulés, appartenant à la famille des cervidés et classés comme grand gibier. En Wallonie, le chevreuil est désormais présent sur l'ensemble du territoire, tandis que le cerf poursuit encore son expansion géographique. Les deux espèces connaissent toutefois une croissance

démographique continue. Bien que des mesures de gestion soient mises en place, notamment pour le cerf, leur densité demeure préoccupante pour les écosystèmes forestiers (Bertouille, 2008 ; Licoppe, 2008). Ils exercent des pressions différenciées mais significatives sur la régénération forestière.

Le chevreuil possède un régime alimentaire constitué à 50 % de semi-ligneux, 30 % de ligneux, 10 % d'herbacés et 10 % de fruits forestiers (Licoppe, 2024). En Wallonie, il se nourrit principalement d'espèces feuillues, avec une sélectivité alimentaire marquée en raison de la rareté des résineux appétents. Lorsque le sapin pectiné est présent, il figure néanmoins parmi les espèces les plus abruties. Cette préférence alimentaire contribue à façonner la composition spécifique de la régénération (Bernard, 2018 ; Hurstel et Braconnier, 2013). Son comportement de marquage territorial inclut les frottis, ainsi que les grattages, qui consistent à racler le sol avec les sabots, perturbant localement le sol et pouvant freiner le développement de la régénération. Le chevreuil peut à lui seul causer un blocage marqué pour les espèces appétentes et modifier progressivement la diversité végétale au sein des peuplements (Bödeker et al., 2023).

Le cerf exerce une pression proportionnellement plus marquée, notamment sur la strate herbacée et la strate arbustive. Le régime alimentaire du cerf se compose à 60 % d'herbacés, 20 % de semi-ligneux, 10 % de ligneux et 10 % de fruits forestiers (Licoppe, 2024 ; Oeser et al., 2025). Le cerf présente une préférence marquée pour les milieux ouverts, qui lui offrent une ressource abondante dans un environnement avec une grande visibilité (Boulanger, 2010). Il s'y alimente volontiers, ciblant les jeunes pousses et provoquant d'importants dégâts par abrutissement et écorçage. Ces atteintes structurelles ralentissent la croissance des jeunes arbres, compromettent la régénération, dégradent la qualité du bois, et altèrent la composition et la structure des peuplements à long terme (Hurstel et Braconnier, 2013).

2.5 Gestion cynégétique

Le concept d'équilibre forêt-gibier repose sur la régulation des populations de grand gibier à des niveaux compatibles avec la régénération naturelle des peuplements, la préservation d'une biodiversité fonctionnelle et les objectifs sylvicoles, écologiques et économiques des forêts (Bernard, 2018 ; Fichet et al., 2011). La chasse, lorsqu'elle est effectuée dans l'objectif de réduire les populations et les dégâts, peut réduire les dégâts sur l'ensemble des massifs forestiers. Elle est ainsi considérée comme l'un des leviers les plus performants pour limiter l'impact des ongulés. Au-delà de la réduction des effectifs, elle modifie le comportement des animaux, les rendant plus méfiants et réduisant leur présence dans certaines zones (Cromsigt et al., 2013). Cependant, la question centrale est

de déterminer si les densités atteintes permettent réellement d'assurer une régénération compatible avec les objectifs fixés. L'évaluation de cette compatibilité repose sur des outils spécifiques, car les dégâts visibles ne reflètent pas toujours l'impact réel sur la dynamique des peuplements. Les inventaires d'abrouissement, les suivis de croissance et les dispositifs enclos-exclos constituent des approches complémentaires permettant d'apprécier l'ampleur des pressions exercées et d'identifier les seuils critiques au-delà desquels la régénération est compromise. Ces indicateurs permettent ainsi de passer d'une logique basée sur les seules observations de terrain à une appréciation objectivée de la soutenabilité des pressions.

Sans régulation suffisante, seules les espèces les moins appréciées ou plus tolérantes, comme le hêtre ou l'épicéa, se développent limitant ainsi les possibles options sylvicoles et le potentiel d'adaptation des forêts aux changements globaux (Bernard, 2004). Pour limiter ce déséquilibre, des stratégies locales comme l'installation de protections temporaires ou l'amélioration de la capacité d'accueil des milieux sont mises en place (Bernes et al., 2018 ; Redick & Jacobs, 2020). La mise en œuvre de ces solutions reste toutefois limitée par leur coût, leur impact environnemental et/ou leur acceptabilité sociale (Boulangier et al., 2024 ; Ligot, Gheysen, Perin, et al., 2023). D'autres pistes, telles que les plantes leurres ou répulsives et les répulsifs chimiques, sont explorées, mais leur efficacité reste à démontrer.

Dans ce contexte, une gestion intégrée s'impose, combinant la régulation des populations d'ongulés, l'aménagement des habitats et une sylviculture adaptée. Celle-ci doit veiller à une répartition équilibrée des ressources alimentaires, étroitement liée au régime de coupes, car la disponibilité en végétation appétente influence directement la pression d'abrouissement exercée sur la régénération. Une diversité structurelle et fonctionnelle du paysage forestier, incluant des phases pionnières et des stades plus fermés, permet de répartir cette pression et de soutenir une régénération diversifiée (Ponge et al., 1994).

La limitation des coupes rases ne constitue pas en soi une garantie de diversité accrue. Les inventaires forestiers wallons montrent qu'en contexte de mise à blanc, le bouleau, le chêne et d'autres feuillus pionniers représentent environ 30 % des espèces régénérées (Latte et al., 2016). À l'inverse, dans des régénérations par petites trouées, notamment en chênaie-hêtraie ardennaise, la dominance du hêtre s'accroît, renforcée par l'abrouissement sélectif des espèces les plus appréciées. Ces dynamiques illustrent la difficulté d'isoler les effets respectifs de la lumière, de la compétition, de la disponibilité en ressources et de la pression d'ongulés, tant leurs interactions sont étroitement liées.

Cela justifie des suivis répétés, multi-échelles, combinant mesures de végétation et données d'abondance ou de fréquentation.

Ces constats indiquent que les grandes ouvertures localisées ou une abondance de petites ouvertures disséminées dans le paysage, en augmentant localement la disponibilité alimentaire et la diversité des microhabitats, peuvent réduire la concentration de la pression du gibier et ainsi atténuer la sensibilité de la régénération. Cette réflexion souligne que l'équilibre forêt-gibier, souvent perçu comme un état stable où les populations s'ajustent aux ressources disponibles, peut s'avérer problématique pour la régénération des espèces les plus appréciées. Leur maintien nécessite, au contraire, des dynamiques sylvicoles temporaires où la ressource alimentaire augmente, permettant de détourner la pression et de favoriser leur installation. L'évaluation consiste à confronter les indicateurs de pression (abrutissement, fouissage, indices d'abondance) aux trajectoires attendues de la régénération, afin d'identifier les écarts entre objectifs et résultats observés.

Une telle approche requiert par conséquent une vision paysagère de la gestion, intégrant une mosaïque de milieux afin d'améliorer la disponibilité alimentaire et la qualité de l'habitat, tout en renforçant la connectivité écologique. La régulation des populations d'ongulés demeure une condition nécessaire, mais elle ne peut suffire sans une évaluation régulière et adaptative des pratiques sylvicoles et de la réalisation des objectifs de régénération. Un dispositif de suivi rigoureux et pérenne est indispensable, combinant inventaires d'abrutissement, dispositifs enclos-exclos, recensements d'ongulés (indices kilométriques, pièges photographiques) et analyses des cohortes de semis. Ces outils soutiennent une gestion véritablement adaptative, permettant d'ajuster les prélèvements et les mesures d'accompagnement.

Cette gestion intégrée s'inscrit dans une logique de multifonctionnalité forestière conciliant fonctions écologiques, économiques et sociales selon les contextes territoriaux (Bernard, 2004). Son efficacité repose sur une démarche concertée, évolutive et fondée sur le suivi des populations et de la régénération, ainsi que sur l'évaluation adaptative des objectifs sylvicoles, visant à concilier la conservation de la biodiversité et la production durable dans un équilibre dynamique entre faune et flore.

3. Conclusion

La régénération naturelle permet aux écosystèmes forestiers de se reconstituer, mais son succès dépend fortement des conditions locales, de la structure paysagère de la forêt et des pressions exercées, notamment par les ongulés. Ces derniers, bien

qu'indispensables au bon fonctionnement des écosystèmes, peuvent, lorsque leurs populations dépassent un certain seuil, compromettre la régénération des peuplements et freiner la mise en place de forêts plus diversifiées et résilientes face au changement climatique. La gestion de l'équilibre forêt-gibier apparaît donc incontournable pour concilier les impératifs de production, de biodiversité et de résilience, et représente un levier majeur des politiques forestières futures. Cependant, l'évaluation de cet équilibre représente un défi considérable étant donné la complexité des processus en jeu et que nous avons modestement tenté de résumer dans cette synthèse de la littérature. L'évaluation fine de cet équilibre serait très coûteuse et les valeurs de référence resteraient toujours discutables et constamment à ajuster. Ce constat nous oriente à privilégier une gestion adaptative qui permet de naviguer dans l'incertitude sans maîtriser tous les paramètres, mais en apprenant des particularités du système au cas par cas.

Bibliographie

- Allen, A. M., Månsson, J., Jarnemo, A., & Bunnefeld, N. (2014). The impacts of landscape structure on the winter movements and habitat selection of female red deer. *European Journal of Wildlife Research*, 60(3), 411-421. <https://doi.org/10.1007/s10344-014-0797-0>
- Angst, J. K., & Kupferschmid, A. D. (2023). Assessing Browsing Impact in Beech Forests : The Importance of Tree Responses after Browsing. *Diversity*, 15(2), 262. <https://doi.org/10.3390/d15020262>
- Baltzinger, C. (2016). *Pour une approche intégrée du rôle des ongulés sauvages dans l'assemblage des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes*. <https://hal.inrae.fr/tel-02605441v1>
- Barrere, J., Boulanger, V., Collet, C., Beroud, T., Bonal, L., & Saïd, S. (2024). La simulation d'abrouissement : Un outil pour mieux comprendre l'effet de l'herbivorie par les cervidés sur les jeunes plants de Chênes. *Revue forestière française*, 75(1), 15-24. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2024.7991>
- Barthod, C. (1996). La gestion durable des forêts tempérées : Quelques défis pour le XXIe siècle. *Revue Forestière Française*, 5, 235. <https://doi.org/10.4267/2042/26800>
- Bernard, B. (2004). L'Intégration locale de la gestion durable : Effets de système et pratiques innovantes. Quatre études de cas en Belgique et en France. *Revue Forestière Française*, 3, 231-240. <https://doi.org/10.4267/2042/5095>

Author Post Print.

Référence de la version publiée : Vanneste Z., Licoppe A., Candaele R., Claessens H., Ligoit G., (2025)

L'équilibre forêt-gibier, entre interactions complexes et défis de gestion. *Forêt.Nature* n°177, p23-36.

Bernard, M. (2018). *Changements climatiques et herbivorie : Influence sur la régénération et le potentiel d'avenir des forêts mélangées* [Doctorat, Université Montpellier]. <https://theses.hal.science/tel-02010545v1>

Bernes, C., Macura, B., Jonsson, B. G., Junninen, K., Müller, J., Sandström, J., Lõhmus, A., & Macdonald, E. (2018). Manipulating ungulate herbivory in temperate and boreal forests : Effects on vegetation and invertebrates. A systematic review. *Environmental Evidence*, 7(1), 13. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0125-3>

Bernier, N., & Trosset, J.-Y. (2024). Bois pourri et santé des forêts : Exemple du mélange épicéa (*Picea abies* [L.] Karst.) et mélèze (*Larix decidua* Mill.) en forêt subalpine de Sainte-Foy-Tarentaise (Savoie). *Revue forestière française*, 75(2), 101-113. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2024.8152>

Bertouille, S. (2008). Dynamique des populations de cerf en Région wallonne. *Forêt Wallonne*, 94.

Bobiec, A., Kuijper, D. P. J., Niklasson, M., Romankiewicz, A., & Solecka, K. (2011). Oak (*Quercus robur* L.) regeneration in early successional woodlands grazed by wild ungulates in the absence of livestock. *Forest Ecology and Management*, 262(5), Article 5. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.05.012>

Bödeker, K., Jordan-Fragstein, C., Vor, T., Ammer, C., & Knoke, T. (2023). Abrupt height growth setbacks show overbrowsing of tree saplings, which can be reduced by raising deer harvest. *Scientific Reports*, 13(1), 12021. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-38951-8>

Boulanger, V. (2010). *Pression d'herbivorie et dynamique des communautés végétales : Influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt* [Doctorat, Université Nancy - Henri Poincaré]. <https://theses.hal.science/tel-00518080>

Boulanger, V., Baltzinger, C., Saïd, S., & Dupouey, J.-L. (2011). *Relations cervidés-végétation forestière : Apports des suivis temporels*. <https://www.researchgate.net/publication/292988730>

Boulanger, V., Saïd, S., Laurent, L., & Henry, C. (2024). *Réduire le déséquilibre forêt-ongulés pour permettre le renouvellement des forêts*. <https://hal.science/hal-04867704v1>

Candaele, R., Ligoit, G., Licoppe, A., Lievens, J., Fichet, V., Jonard, M., André, F., & Lejeune, P. (2023). Interspecific Growth Reductions Caused by Wild Ungulates on Tree Seedlings and Their Implications for Temperate *Quercus-Fagus* Forests. *Forests*, 14(7), 1330. <https://doi.org/10.3390/f14071330>

Champagne, E., Raymond, P., Royo, A. A., Speed, J. D. M., Tremblay, J.-P., & Côté, S. D. (2021). A review of ungulate impacts on the success of climate-adapted forest management

strategies. *Current Forestry Reports*, 7(4), 305-320. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00148-5>

Chassagneux, A., Calenge, C., Siat, V., Mortz, P., Baubet, E., & Saïd, S. (2019). Proximity to the risk and landscape features modulate female red deer movement patterns over several days after drive hunts. *Wildlife Biology*, 2019(1). <https://doi.org/10.2981/wlb.00545>

Churski, M., Bubnicki, J. W., Jędrzejewska, B., Kuijper, D. P. J., & Cromsigt, J. P. G. M. (2017). Brown world forests : Increased ungulate browsing keeps temperate trees in recruitment bottlenecks in resource hotspots. *New Phytologist*, 214(1), 158-168. <https://doi.org/10.1111/nph.14345>

Churski, M., Charles-Dominique, T., Bubnicki, J. W., Jędrzejewska, B., Kuijper, D. P. J., & Cromsigt, J. P. G. M. (2022). Herbivore-induced branching increases sapling survival in temperate forest canopy gaps. *Journal of Ecology*, 1365-2745.13880. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13880>

Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., & Waller, D. M. (2004). Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 113-147. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105725>

Cromsigt, J. P. G. M., Kuijper, D. P. J., Adam, M., Beschta, R. L., Churski, M., Eycott, A., Kerley, G. I. H., Mysterud, A., Schmidt, K., & West, K. (2013). Hunting for fear : Innovating management of human-wildlife conflicts. *Journal of Applied Ecology*, 50(3), 544-549. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12076>

Cukor, J., Vacek, Z., Linda, R., Vacek, S., Marada, P., Šimůnek, V., & Havránek, F. (2019). Effects of Bark Stripping on Timber Production and Structure of Norway Spruce Forests in Relation to Climatic Factors. *Forests*, 10(4), 320. <https://doi.org/10.3390/f10040320>

Daburon, H. (1963). Les dégâts de cerf et de chevreuil en forêt. *Revue Forestière Française*, 11, 860. <https://doi.org/10.4267/2042/24509>

Dufrêne, M., Blervaque, I., Bussers, M., Collard, Y., Coppée, Th., Larrieu, L., Royen, L., Lehaire, F., Vandenbergh, A., Crespín, A., Simon, N., & de Wouters, Ph. (2025). *Rapport final du projet DeadWood4Forests : Importance du bois mort pour des forêts vivantes et plus résilientes*. ULiège – Gembloux Agro-Bio Tech ; Centre National de la Propriété Forestière ; TER-consult ; Forêt.Nature ; Société Royale Forestière de Belgique.

Dumas, N. (2022). *La végétation concurrente de la régénération forestière : Évaluation des surfaces colonisées, modélisation de l'abondance et de l'impact sur la régénération ligneuse à l'échelle de la France* [Doctorat, AgroParisTech]. <https://pastel.hal.science/tel-03957202v1>

Fichet, V., Branquart, E., Claessens, H., Dufrêne, M., Delescaille, L.-M., Graitson, E., Paquet, J.-Y., & Wibail, L. (2011). *Milieus ouverts forestiers, lisières et biodiversité. De la théorie à la*

pratique (Série « Faune – Flore – Habitats », n°7, p. 184). Département de l'Étude du Milieu Naturel et Agricole (SPW-DGARNE), <https://hdl.handle.net/2268/112559>

Fichet, V., Licoppe, A., & Lievens, J. (2016). Des enclos-exclos au service des gestionnaires. *Forêt.Nature*, 139, 50-56.

Forest Europe, UNECE, & FAO. (2011). *State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe* (p. 337). Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe. https://www.researchgate.net/publication/259231298_State_of_Europe's_Forests_2011_Status_and_Trends_in_Sustainable_Forest_Management_in_Europe

Fuchs, Z., Vacek, Z., Vacek, S., & Gallo, J. (2021). Effect of game browsing on natural regeneration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in the Krušné hory Mts. (Czech Republic and Germany). *Central European Forestry Journal*, 67(3), 166-180. <https://doi.org/10.2478/forj-2021-0008>

Gebert, C., & Verheyden-Tixier, H. (2001). Variations of diet composition of Red Deer (*Cervus elaphus* L.) in Europe. *Mammal Review*, 31(3-4), 189-201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2001.00090.x>

Genikova, N. V., Mamontov, V. N., Kryshen, A. M., Kharitonov, V. A., Moshnikov, S. A., & Toropova, E. V. (2021). Natural Regeneration of the Tree Stand in the Bilberry Spruce Forest—Clear-Cutting Ecotone Complex in the First Post-Logging Decade. *Forests*, 12(11), 1542. <https://doi.org/10.3390/f12111542>

Gill, R. (1992). A Review of Damage by Mammals in North Temperate Forests : 1. Deer. *Forestry*, 65(2), 145-169. <https://doi.org/10.1093/forestry/65.2.145>

Gómez, J. M., & Hódar, J. A. (2008). Wild boars (*Sus scrofa*) affect the recruitment rate and spatial distribution of holm oak (*Quercus ilex*). *Forest Ecology and Management*, 256(6), 1384-1389. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.045>

Guignabert, A., Gonzalez, M., Delerue, F., Maugard, F., & Augusto, L. (2020). La régénération du pin maritime dans les forêts dunaires d'Aquitaine : Un processus complexe et multifactoriel. *Rendez-vous Techniques de l'ONF, Office national des forêts*, 67-68, 52-60.

Haaverstad, O., Hjeljord, O., & Wam, H. K. (2014). Wild boar rooting in a northern coniferous forest – minor silviculture impact. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 29(1), 90-95. <https://doi.org/10.1080/02827581.2013.865781>

Hagge, J., Müller, J., Bässlér, C., Biebl, S. S., Brandl, R., Drexler, M., Gruppe, A., Hotes, S., Hothorn, T., Langhammer, P., Stark, H., Wirtz, R., Zimmerer, V., & Mysterud, A. (2019). Deadwood retention in forests lowers short-term browsing pressure on silver fir saplings by overabundant deer. *Forest Ecology and Management*, 451, 117531. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117531>

Author Post Print.

Référence de la version publiée : Vanneste Z., Licoppe A., Candaele R., Claessens H., Ligot G., (2025)

L'équilibre forêt-gibier, entre interactions complexes et défis de gestion. *Forêt.Nature* n°177, p23-36.

Heinken, T., Hanspach, H., Raudnitschka, D., & Schaumann, F. (2002). Dispersal of vascular plants by four species of wild mammals in a deciduous forest in NE Germany. *Phytocoenologia*, 32(4), 627-643. <https://doi.org/10.1127/0340-269X/2002/0032-0627>

Holgén, P., & Hånell, B. (2000). Performance of planted and naturally regenerated seedlings in *Picea abies*-dominated shelterwood stands and clearcuts in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 127(1-3), 129-138. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00125-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00125-5)

Hothorn, T., & Müller, J. (2010). Large-scale reduction of ungulate browsing by managed sport hunting. *Forest Ecology and Management*, 260(9), 1416-1423. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.019>

Hurstel, A., & Braconnier, N. (2013). *Impact des Ongulés sur la myrtille (Vaccinium myrtillus)*. Groupe Tétrras Vosges. <https://www.researchgate.net/publication/282665774>

Ibáñez, I., Acharya, K., Juno, E., Karounos, C., Lee, B. R., McCollum, C., Schaffer-Morrison, S., & Tourville, J. (2019). Forest resilience under global environmental change : Do we have the information we need? A systematic review. *PLOS ONE*, 14(9), e0222207. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222207>

Jactel, H., & Marini, L. (2021). Libre évolution des forêts et maîtrise du risque sanitaire associé aux scolytes des conifères. *Revue forestière française*, 73(2-3), 383-390. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2021.5477>

Kupferschmid, A. D., Bütikofer, L., Hothorn, T., Schwyzer, A., & Brang, P. (2020a). Ungulate Species and Abundance as well as Environmental Factors Determine the Probability of Terminal Shoot Browsing on Temperate Forest Trees. *Forests*, 11(7), 764. <https://doi.org/10.3390/f11070764>

Kupferschmid, A. D., Bütikofer, L., Hothorn, T., Schwyzer, A., & Brang, P. (2020b). Ungulate Species and Abundance as well as Environmental Factors Determine the Probability of Terminal Shoot Browsing on Temperate Forest Trees. *Forests*, 11(7), Article 7. <https://doi.org/10.3390/f11070764>

Latte, N., Perin, J., & Lejeune, P. (2016). *Évolution récente des surfaces forestières et de la régénération des coupes rases en Wallonie*. 141, 46-51.

Lehaire, F., Ligot, G., Morelle, K., & Lejeune, P. (2014). Les indicateurs de la pression du cerf élaphe sur la végétation du sous-bois en forêt feuillue tempérée (synthèse bibliographique). *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*

Lehaire, F., Morelle, K., Licoppe, A., & Lejeune, P. (2013). Les enclos-exclos : Une technique éprouvée pour l'évaluation et le monitoring de l'équilibre forêt-grande faune. *Forêt Wallonne*, 125, 3-14.

Licoppe, A. (2008). Cervidés et biodiversité. *Forêt Wallonne*, 94, 3-17.

Author Post Print.

Référence de la version publiée : Vanneste Z., Licoppe A., Candaele R., Claessens H., Ligot G., (2025)

L'équilibre forêt-gibier, entre interactions complexes et défis de gestion. *Forêt.Nature* n°177, p23-36.

Ligot, G., Gheysen, T., Arne, D.-S., Perin, J., Candaele, R., Licoppe, A., Arne, D.-S., Claessens, H., & Lejeune, P. (2023). Quel est le coût des dégâts d'écorcement dans les plantations d'épicéa ? *Forêt.Nature*, 168, 39-48.

Ligot, G., Gheysen, T., Perin, J., Candaele, R., De Coligny, F., Licoppe, A., & Lejeune, P. (2023). From the simulation of forest plantation dynamics to the quantification of bark-stripping damage by ungulates. *European Journal of Forest Research*, 142(4), 899-916. <https://doi.org/10.1007/s10342-023-01565-w>

Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80(5), 1522-1536. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080%255B1522:GPOPIA%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080%255B1522:GPOPIA%255D2.0.CO;2)

Lososová, Z., Axmanová, I., Chytrý, M., Midolo, G., Abdulhak, S., Karger, D. N., Renaud, J., Van Es, J., Vittoz, P., & Thuiller, W. (2023). Seed dispersal distance classes and dispersal modes for the European flora. *Global Ecology and Biogeography*, 32(9), 1485-1494. <https://doi.org/10.1111/geb.13712>

Malík, K., Remeš, J., Vacek, S., & Štícha, V. (2014). Development and dynamics of mountain spruce (*Picea abies* [L.] Karsten) stand regeneration. *Journal of Forest Science*, 60(2), 61-69. <https://doi.org/10.17221/98/2013-JFS>

Massonneau, R. (2010). Evaluation de l'impact des populations de cervidés sur la zone sommitale du Donon (Vosges du Nord). *Sciences de l'environnement*. <https://hal.univ-lorraine.fr/hal-01884442v1>

Milne-Rostkowska, F., Holeksa, J., Bogdziewicz, M., Piechnik, Ł., Seget, B., Kurek, P., Buda, J., & Żywiec, M. (2020). Where can palatable young trees escape herbivore pressure in a protected forest? *Forest Ecology and Management*, 472, 118221. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118221>

Mumme, S., Middleton, A. D., Ciucci, P., De Groeve, J., Corradini, A., Aikens, E. O., Ossi, F., Atwood, P., Balkenhol, N., Cole, E. K., Debeffe, L., Dewey, S. R., Fischer, C., Gude, J., Heurich, M., Hurley, M. A., Jarnemo, A., Kauffman, M. J., Licoppe, A., ... Cagnacci, F. (2023). Wherever I may roam—Human activity alters movements of red deer (*Cervus elaphus*) and elk (*Cervus canadensis*) across two continents. *Global Change Biology*, 29(20), 5788-5801. <https://doi.org/10.1111/gcb.16769>

Mysterud, A. (2006). The concept of overgrazing and its role in management of large herbivores. *Wildlife Biology*, 12(2), 129-141. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2006\)12%255B129:TCOOAI%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2006)12%255B129:TCOOAI%255D2.0.CO;2)

Oeser, J., Kowalczyk, R., Kuijper, D., Neumann, W., Seidl, R., Senf, C., Reiner, R., Bluhm, H., Bonnot, N., Borger, L., Borowik, T., Cagnacci, F., Churski, M., Gehr, B., Heurich, M., Hewison, A., Jerina, K., Kröschel, M., Morellet, N., ... Kuemmerle, T. (2025). *Increasing forest disturbance enhances habitat suitability for Europe's large herbivores*. In Review. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-7824896/v1>

Author Post Print.

Référence de la version publiée : Vanneste Z., Licoppe A., Candaele R., Claessens H., Ligot G., (2025)

L'équilibre forêt-gibier, entre interactions complexes et défis de gestion. *Forêt.Nature* n°177, p23-36.

PEFC. (2024). *Brochure informative sur l'équilibre forêt-gibier pour le propriétaire forestier*. https://srfb.be/wp-content/uploads/2024/01/PEFC_2024_FORET_GIBIER_BR_PROPRIETAIRE-1.pdf

Pellerin, S., Huot, J., & Côté, S. D. (2006). Long-term effects of deer browsing and trampling on the vegetation of peatlands. *Biological Conservation*, 128(3), 316-326. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.039>

Picard, M. (2014). *Influence de la dispersion endozoochore sur la composition des communautés végétales: Une approche fonctionnelle basée sur trois ongulés sauvages* [Doctorat, Université d'Orléans]. <https://hal.inrae.fr/tel-02601116v1>

Pirronitto, S., Schmitz, S., & Claessens, H. (2020). Le cèdre de l'Atlas en Wallonie : Premier état des lieux de la situation. *Forêt.Nature*, 157, 40-46.

Ponge, J.-F., André, J., Bernier, N., & Gallet, C. (1994). La régénération naturelle : Connaissances actuelles. le cas de l'épicéa en forêt de macot (Savoie). *Revue Forestière Française*, 1, 25-45. <https://doi.org/10.4267/2042/26510>

Price, D. T., Zimmermann, N. E., Lexer, M. J., Leadley, P., Jorritsma, I. T. M., Schaber, J., Clark, D. F., Lasch, P., McNulty, S., Wu, J., & Smith, B. (2001). *Regeneration in Gap Models : Priority Issues for Studying Forest Responses to Climate Change*. 51, 475-508.

Ramirez, J. I., Jansen, P. A., & Poorter, L. (2018). Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests : A semi-quantitative review. *Forest Ecology and Management*, 424, 406-419. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.016>

Ramos, J. A., Bugalho, M. N., Cortez, P., & Iason, G. R. (2006). Selection of trees for rubbing by red and roe deer in forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 222(1-3), 39-45. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.017>

Redick, C. H., & Jacobs, D. F. (2020). Mitigation of deer herbivory in temperate hardwood forest regeneration: A meta-analysis of research literature. *Forests*, 11, 1-16. <https://doi.org/10.3390/f11111220>

Reimoser, F., & Putman, R. (2011). Impacts of wild ungulates on vegetation : Costs and benefits. In R. Putman, M. Apollonio, & R. Andersen (Éds.), *Ungulate Management in Europe* (1^{re} éd., p. 144-191). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511974137.007>

Risch, A. C., Wirthner, S., Busse, M. D., Page-Dumroese, D. S., & Schütz, M. (2010). Grubbing by wild boars (*Sus scrofa* L.) and its impact on hardwood forest soil carbon dioxide emissions in Switzerland. *Oecologia*, 164(3), 773-784. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1665-6>

Roy, V., Ruel, J.-C., & Plamondon, A. P. (2000). Establishment, growth and survival of natural regeneration after clearcutting and drainage on forested wetlands. *Forest Ecology and Management*, 129(1-3), 253-267. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00170-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00170-X)

Schmidt, M., Sommer, K., Kriebitzsch, W.-U., Ellenberg, H., & Von Oheimb, G. (2004). Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part I: Roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *European Journal of Forest Research*, 123(2), 167-176. <https://doi.org/10.1007/s10342-004-0029-3>

Service public de Wallonie (SPW). (2018). *Évolution des populations d'ongulés sauvages*. <https://etat.environnement.wallonie.be/contents/indicatorsheets/FFH%2010.html>

Stroh, N., Baltzinger, C., & Martin, J.-L. (2008). Deer prevent western redcedar (*Thuja plicata*) regeneration in old-growth forests of Haida Gwaii: Is there a potential for recovery? *Forest Ecology and Management*, 255(12), 3973-3979. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.03.039>

Unkule, M. (2022). *Regeneration of spruce—Fir—Beech mixed forests under climate and ungulate pressure* [UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES]. <https://theses.hal.science/tel-03722811>

Valkonen, S., Koskinen, K., Mäkinen, J., & Vanha-Majamaa, I. (2011). Natural regeneration in patch clear-cutting in *Picea abies* stands in Southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 26(6), 530-542. <https://doi.org/10.1080/02827581.2011.611818>

Vallée, M., Lebourgeois, F., Baudet, É., Saïd, S., & Klein, F. (2016). Le sanglier en Europe : Une menace pour la biodiversité? *Revue Forestière Française*, 6, 505-518. <https://doi.org/10.4267/2042/62398>

Van Lerberghe, P. (2014). *Protéger les arbres contre les dégâts du gibier : Les manchons grillagés* (CNPFF-IDF). https://www.researchgate.net/publication/280546712_Proteger_les_arbres_contre_les_degats_du_gibier_-_Les_manchons_grillages

Vellend, M., Knight, T. M., & Drake, J. M. (2006). Antagonistic effects of seed dispersal and herbivory on plant migration. *Ecology Letters*, 9(3), 319-326. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00878.x>

Vera, F. W. M. (2002). *Grazing ecology and forest history* (Reprinted). CABI.

Verheyden, H., Ballon, P., Bernard, V., & Saint-Andrieux, C. (2006). Variations in bark-stripping by red deer *Cervus elaphus* across Europe. *Mammal Review*, 36(3), 217-234.

Vittoz, P., & Engler, R. (2007). Seed dispersal distances : A typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, 117(2), 109-124. <https://doi.org/10.1007/s00035-007-0797-8>

Author Post Print.

Référence de la version publiée : Vanneste Z., Licoppe A., Candaele R., Claessens H., Ligot G., (2025)

L'équilibre forêt-gibier, entre interactions complexes et défis de gestion. Forêt.Nature n°177, p23-36.

Von Oheimb, G., Schmidt, M., Kriebitzsch, W.-U., & Ellenberg, H. (2005). Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part II: Red deer (*Cervus elaphus*). *European Journal of Forest Research*, 124(1), 55-65. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0053-y>

Widar, J. (2011). *Les dégâts de la faune sauvage en zone agricole : Identification, prévention, gestion et indemnisation*. Service public de Wallonie – Direction générale de l'Agriculture, des Ressources naturelles et de l'Environnement. https://www.fourragesmieux.be/Documents_telechargeables/livret19.pdf

Wirthner, S., Frey, B., Busse, M. D., Schütz, M., & Risch, A. C. (2011). Effects of wild boar (*Sus scrofa* L.) rooting on the bacterial community structure in mixed-hardwood forest soils in Switzerland. *European Journal of Soil Biology*, 47(5), 296-302. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.07.003>

Photos illustratives :

Photos de Pierre Bosman :